

УДК 574:581.557.24:582.475

Д.В. Веселкин

(Институт экологии растений и животных УрО РАН)

МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЕ У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ И ЕЛИ СИБИРСКОЙ В ЛЕСНЫХ ПИТОМНИКАХ

Проанализирована успешность микоризообразования у семян сосны обыкновенной и ели сибирской из лесных питомников Свердловской области. В этих условиях у сосны к концу первого года жизни в микоризы преобразуется 6-11 % поглощающих корней, а к концу второго – 15-40 %. Интенсивность микоризации корневых систем ели составляет около 70 %.

Минеральное и водное питание древесных растений бореальной зоны в естественных условиях облигатно осуществляется через эктомикоризы – видоизмененные в результате заселения грибными симбионтами поглощающие корни деревьев. Поэтому неудивительно, что исследованию биологии и экологии эктомикоризных ассоциаций уделяется большое внимание как в теоретическом, так и в прикладном аспектах. Одно из прикладных направлений – изучение особенностей микоризообразования у семян в лесных питомниках и роли эктомикориз в данных условиях (Mikola, 1989; Bradley, Langlois, 1990).

С сожалением следует отметить, что в современных отечественных дендрологических и лесозокологических исследованиях явление микотрофности деревьев учитывается недостаточно. Но такое положение существовало не всегда. В 50-60-х гг. XX века работы по изучению эктомикориз древесных на территории бывшего СССР велись интенсивно и по различным направлениям, в том числе и работы, ориентированные на решение прикладных задач. Результаты были обобщены в материалах отчетных конференций (Труды..., 1955) и монографиях (Шемаханова, 1962; Лобанов, 1971). В 70-80-х гг. многие вопросы формирования и значения эктомикориз в питомниках изучались карельской группой микологов и лесоводов под руководством В.И. Шубина (Шубин, 1973, 1988; Макаревский, 1980; Мельничникова, 1980; Семенова, 1985). Сообщения других отечественных авторов об эктомикоризах семян в питомниках за последние десятилетия единичны (Рий, 1981; Шкараба, Сентябова, 1985; Беденко, 1989).

Учитывая имеющиеся данные о возможности подавления микоризообразования в питомниках в связи с использованием интенсивных технологий (Mikola, 1989; Bradley, Langlois, 1990) и отсутствие информации об особенностях формирования эктомикориз в лесных питомниках Свердловской области (нам известна единственная публикация 1959 г. А.Я. Трибун-

ской), с 2003 г. нами начаты работы по изучению закономерностей формирования и экологической роли эктомикоризных симбиозов в лесных питомниках Свердловской области. По нашему мнению, оценка успешности микоризообразования должна стать одной из процедур контроля качества посадочного материала (Веселкин, 2003).

В настоящем сообщении излагаются первые результаты данной работы. Предстояло выявить фоновый уровень микоризации корневых систем сеянцев и возрастную динамику некоторых параметров микоризации в лесных питомниках.

Материал и методика исследований

Материал собран в питомниках 4 лесхозов Свердловской области: Березовского, Верх-Исетского, Свердловского и Сысертского межхозяйственного. В Березовском лесхозе сеянцы выращиваются в открытом грунте. В других 3 питомниках сеянцы произрастали на искусственной почвенной смеси. В Березовском питомнике собраны одно- и двухлетние сеянцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.); в Верх-Исетском – двухлетние сеянцы сосны; в Свердловском – однолетние сеянцы ели и сосны; в Сысертском – однолетние сеянцы сосны.

Выкопку растений осуществляли в конце вегетационного сезона, после окончания процессов роста и развития. Сеянцы целиком фиксировали в 4 %-м растворе формалина. В период камеральной обработки анализировали строение 30–40 особей в каждой выборке.

Из параметров развития надземных органов определяли общую высоту надземной части и длину надсемядольной части стволика или побега. Из параметров развития подземных органов определяли: а) длину главного (у одно- и двухлетних особей) и боковых (только у однолеток) проводящих корней; б) плотность расположения поглощающих корней, эктомикориз и отдельных эктомикоризных окончаний на проводящих корнях (число соответствующих структур на 100 мм проводящих корней; по: Селиванов, 1981); в) интенсивность микоризации (отношение количества эктомикориз к общему количеству поглощающих корней, микоризованных и немикоризованных). Линейные параметры определены с приближением до 1 мм. Микоризованные корни отличали от немикоризованных по следующим критериям: у ели принимали во внимание видоизменение формы поглощающих корней и наличие поверхностных гифальных образований; у сосны микоризными считали дихотомически ветвящиеся корни.

Результаты и обсуждение

В исследованных питомниках у одно- и двухлетних сеянцев сосны и ели эктомикоризные ассоциации формируются, но в этих условиях по сравнению с естественными микоризообразованием характеризуется некоторыми особенностями.

У сосны к концу первого года жизни в микоризы преобразуется 6-11 % поглощающих корней (табл. 1). К концу второго года жизни показатель интенсивности микоризации достигает величины 15-40 %. При этом у сеянцев из природных местообитаний к этому времени в эктомикоризы превращается 80-90 % поглощающих корней. Частотные распределение значений интенсивности микоризации, наблюдаемые у однолетних сосенок в питомниках и в естественном местообитании, противоположны. У двухлетних сеянцев из питомников по сравнению с однолетними мода смещается в сторону больших величин только на один класс (рис. 1; данные по естественному местообитанию – неопубликованные материалы Д.В. Королева, Уральский госуниверситет).

У ели у одно- и у двухлетних сеянцев в эктомикоризы преобразуется около 77 % поглощающих корней (табл. 2), что очень близко к величинам интенсивности микоризации корневых систем этого вида в естественных местообитаниях Среднего Урала (Веселкин, 2002). Сравнение частотных распределений значений интенсивности микоризации в питомниках практически не отличается от аналогичных распределений, наблюдаемых в природных условиях (рис. 2). Более того, при произрастании в естественных сообществах на валеже встречаемость однолетних елочек с очень низкой интенсивностью микоризации корневых систем даже выше, чем в питомниках.

Представленные данные позволяют предполагать существование видовой специфики успешности формирования эктомикориз у двух видов древесных при их произрастании в питомниках. Если у ели микоризообразование в данных условиях протекает практически с той же активностью, как и в естественных местообитаниях, то у сосны на протяжении первых двух лет жизни успешность формирования эктомикориз заметно ниже при сравнении как с природными условиями, так и с елью.

От однолетних сеянцев к двухлетним закономерно возрастает общая высота растений, величина приростов стволика по вертикали и длина главного корня. Но подробный анализ возрастной динамики этих параметров не был специальной целью работы, так как нас в первую очередь интересовали признаки развития эктомикориз.

Выше уже отмечалось, что с возрастом интенсивность микоризации корневых систем у сеянцев сосны возрастает. Это заметно при сравнении растений из Березовского питомника (единственного, из которого представлены одно- и двухлетки) и при сравнении данных в целом по всем питомникам (последняя колонка табл. 1). У ели возрастная динамика успешности микоризации не выявлена (см. табл. 2). Частота расположения коротких поглощающих корней на проводящих корнях от однолетних сеянцев к двухлетним увеличивается у обоих видов (у сосны – в большей

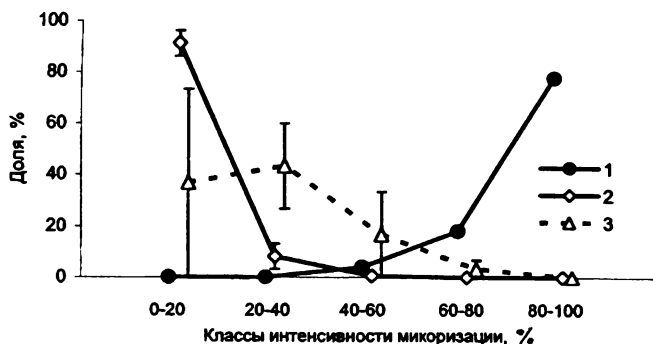


Рис. 1. Частотные распределения величин интенсивности микоризации корневых систем сеянцев *P. sylvestris* в разных экологических условиях: 1 – однолетние сеянцы, естественные местообитания, поверхность почвы ($n = 1$); 2 – однолетние сеянцы, питомники ($n = 3$); 3 – двухлетние сеянцы, питомники ($n = 2$). Вертикальные линии – ошибка среднего

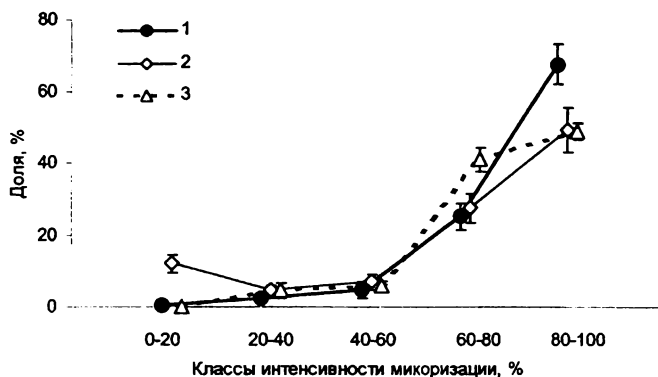


Рис. 2. Частотные распределения величин интенсивности микоризации корневых систем однолетних сеянцев *P. obovata* в разных экологических условиях: 1 – естественные местообитания, поверхность почвы ($n = 3$); 2 – естественные местообитания, валеж ($n = 4$); 3 – питомники ($n = 2$). Вертикальные линии – ошибка среднего

Таблица 1

Параметры строения и микоризации семян *P. sylvestris* в лесных питомниках

Параметры	Однолетние сеянцы				Двухлетние сеянцы			Различия между одно- и двухлетними ** сеянцами
	Березовый пи- томник	Сверд- ловский питомник	Сыерт- ский пи- томник	Различия между питомника- ми *	Березов- ский пи- томник	Верх- Исетский питомник	Различия между питомни- ками *	
Высота, мм	34,0±1,68	40,0±1,85	нет дан- ных	$P < 0,05$	59,1±5,04	72,0±5,04	не значимо	$P < 0,001$
Побег **	19,1±1,78	21,3±1,96	24,0±1,38	не значимо	27,6±4,79	28,6±4,79	не значимо	$P < 0,001$
Длина главного корня, мм	167,4±5,66	175,8±6,24	106,4±4,38	$P < 0,001$	204,7±17,4	199,1±17,4	не значимо	$P < 0,01$
Общая длина проводящих корней, мм	440,1±34,3	751,9±33,8	525,5±26,5	$P < 0,001$	Нет дан- ных	Нет дан- ных	-	-
Интенсивность микоризации, %	10,8±1,27	5,6±1,40	9,0±0,98	$P < 0,05$	39,5±3,21	14,5±3,21	$P < 0,001$	$P < 0,001$
Плотность поглощающих корней, шт./100 мм длины проводящих корней	35,3±1,12	31,5±1,23	29,2±0,87	$P < 0,001$	55,3±2,55	41,4±2,54	$P < 0,001$	$P < 0,001$
Плотность эктомикориз, шт./100 мм длины проводящих корней	4,0±0,44	1,8±0,49	2,7±0,34	$P < 0,01$	22,6±2,34	6,4±2,34	$P < 0,001$	$P < 0,001$
Плотность эктомикоризных окончаний, шт./100 мм длины проводящих корней	9,6±1,03	4,0±1,13	5,4±0,80	$P < 0,001$	72,2±10,18	15,2±10,18	$P < 0,001$	$P < 0,001$

* по результатам однофакторного дисперсионного анализа (фактор – питомник).

** по результатам двухфакторного дисперсионного анализа (первый фактор – возраст; второй – питомник).

*** для двухлетних сеянцев – побег второго года

Таблица 2

Параметры строения и микоризации семян *P. obovata* в лесных питомниках

Параметры	Однолетние сеянцы			Двухлетние сеянцы, Березовский питомник	Различие между одно- и двухлетними сеянцами**
	Березовский питомник	Свердловский питомник	Различие между питомниками*		
Высота, мм	24,3±1,04	32,4±1,06	$P < 0,001$	94,2±5,95	$P < 0,001$
Побег, мм	8,3±1,04	12,6±1,07	$P < 0,01$	62,2±4,77	$P < 0,001$
Длина главного корня, мм	118,5±4,40	154,9±4,50	$P < 0,001$	226,9±10,73	$P < 0,001$
Общая длина проводящих корней, мм	204,0±15,64	345,8±16,00	$P < 0,001$	Нет данных	-
Интенсивность микоризации, %	76,7±1,95	77,4±2,00	Не значимо	76,9±3,54	Не значимо
Плотность поглощающих корней, шт./100 мм длины проводящих корней	56,8±2,08	50,2±2,12	$P < 0,05$	62,3±3,78	$P < 0,05$
Плотность эктомикориз, шт./100 мм длины проводящих корней	43,8±1,97	39,1±2,01	Не значимо	47,6±3,55	Не значимо
Плотность эктомикоризных окончаний, шт./100 мм длины проводящих корней	52,6±2,39	40,8±2,45	$P < 0,001$	65,3±5,04	$P < 0,001$

* по результатам попарного сравнения с использованием *t*-критерия.

** по результатам двухфакторного дисперсионного анализа (первый фактор – возраст; второй – питомник).

*** для двухлетних сеянцев – побег второго года.

степени, у ели – в заметно меньшей). Но плотность эктомикориз с возрастом увеличивается только у сосны. (Отметим, что для признака «плотность эктомикориз», поскольку он прямо связан с уровнем успешности преобразования поглощающих корней в эктомикоризы, характерен гораздо больший диапазон варьирования значений в разных питомниках, чем для признака «плотность поглощающих корней».) Общей тенденцией возрастного развития поглощающего аппарата обоих видов деревьев можно считать также увеличение степени разветвленности отдельных эктомикориз (напомним: эктомикориза – структура, возникающая из одного поглощающего корня, прикрепляющаяся к проводящему корню в одной точке, но часто имеющая несколько ветвей или кончиков – эктомикоризных окончаний). У сосны, у которой к эктомикоризам по определению относили только дихотомически ветвящиеся структуры, в возрасте 1-го года одна эктомикориза в среднем включает $2,1 \pm 0,04$ окончания, а в возрасте 2 лет – $2,5 \pm 0,08$ окончания ($P < 0,001$). У ели соответствующие оценки составляют $1,1 \pm 0,02$ и $1,3 \pm 0,05$ окончания ($P < 0,001$).

Таким образом, в условиях питомников у двух исследованных видов деревьев от однолетних сеянцев к двухлетним увеличивается «оснащенность» корневой системы органами, выполняющими собственно поглощающие функции: поглощающими корнями, эктомикоризами или эктомикоризными окончаниями. Можно полагать, что в результате улучшается освоение сеянцами объема почвы и возрастает эффективность использования водных и минеральных ресурсов. Здесь еще раз уместно указать на различия в данном отношении сосны и ели. Если у первого вида задействованы разнообразные механизмы, приводящие к увеличению плотности поглощающих органов (увеличение частоты закладки боковых поглощающих корней, возрастание интенсивности их микоризации, активизация ветвления эктомикориз), то у ели только один из них, а именно – активизация ветвления эктомикориз.

Указать на причины намечающихся видовых различий пока не представляется возможным. Требуется, очевидно, дальнейшие сравнительные биолого-экологические исследования в этом направлении. В этой связи интересно отметить, что на примере сеянцев из Березовского питомника, где проанализированы и одно-, и двухлетние сеянцы обоих видов, в конце второго периода вегетации заметно опережающее развитие стволика у ели по сравнению с сосной. Одним из предположений, объясняющим это обстоятельство и требующим проверки, может быть гипотеза о том, что лучший рост ели на втором году жизни связан с более успешным микоризообразованием сеянцев этого вида в предыдущий период.

Заключение

В исследованных лесных питомниках успешность микоризообразования у одно- и двухлетних сеянцев сосны и ели изменяется в довольно

широких пределах. Конкретные характеристики параметров развития эктомикориз зависят от вида растения, возраста сеянцев и места их произрастания (питомника).

Дальнейшие исследования целесообразно направить: 1) на расширение круга исследуемых питомников для обоснованного суждения о наличии связи между характеристиками почвы и используемыми технологиями выращивания посадочного материала с успешностью микоризации; 2) на изучение возможных коррелятивных (или функциональных) связей между развитием эктомикориз и успешностью развития сеянцев на уровне питомника в целом и на уровне индивидуальных корреляций.

Работа выполнена при поддержке РФФИ и Правительства Свердловской области (проект 04-04-96106).

Библиографический список

Беденко Э.П. Результаты опытов применения агротехники и искусственной микоризации при облесении меловых склонов Среднерусской возвышенности сосной меловой // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1989. С. 3-8.

Веселкин Д.В. Строение и микоризация корней сеянцев ели и пихты при изменении почвенного субстрата // Лесоведение. 2002. № 3. С. 12-17.

Веселкин Д.В. Возможность использования эктомикоризного симбиоза в биологической рекультивации // Биологическая рекультивация нарушенных земель: Матер. междунар. совещ., Екатеринбург, 3-7 июня 2002 г. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. С. 31-38.

Лобанов Н.В. Микотрофность древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 216 с.

Макаревский М.Ф. Влияние удобрений на содержание сахаров и микоризообразование у сеянцев сосны обыкновенной // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, 1980. С. 147-152.

Мельничникова З.С. Микоризообразование и рост сеянцев в связи с изменением глубины заделки семян на различных агрофонах // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, 1980. С. 152-162.

Рий В.Ф. Удобрения, микоризность и приживаемость растений // Микориза и другие формы консортивных отношений в природе. Пермь, 1981. С. 18 - 22.

Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.

Семенова Л.А. Влияние известкования почвы на микоризообразование у сеянцев сосны и ели // Микосимбиотрофизм и другие консортивные отношения в лесах Севера. Петрозаводск, 1985. С. 72-82.

Трибунская А.Я. Микотрофия сеянцев и подроста сосны в Свердловской области // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып. 5. Свердловск, 1959. С. 83 - 89.

Труды конференции по микотрофии растений. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 352 с.

Шемаханова Н.М. Микотрофия древесных пород. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 374 с.

Шкараба Е.М., Сентябова Т.А. Особенности микоризообразования у сеянцев ели в лесных питомниках Пермской области // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1985. С. 32-37.

Шубин В.И. Микотрофность древесных пород, ее значение при разведении леса в таежной зоне. Л.: Наука, 1973. 264 с.

Шубин В.И. Микоризные грибы Северо-Запада европейской части СССР. (Экологическая характеристика). Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. 1988. 175 с.

Bradley K. R., Langlois C.-G. Ectomycorrhizae in reforestation // Can. J. For. Res. 1990. Vol. 20. № 4. P. 438-451.

Mikola P. The role of ectomycorrhiza in forest nurseries // Ecol. and Appl. Aspects of Ecto- and Endomycorrhizal Assoc. Praha, 1989. Pt. 1. P. 343 - 350.